

水稻种质资源抗灰飞虱评价及抗性机制分析

段灿星¹ 张世贤² 陈青¹ 程治军¹ 翟虎渠³ 万建民^{1,*}

(¹ 中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081; ² 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100094; ³ 中国农业科学院, 北京 100081; * 通讯联系人, E-mail: wanjm@caas.net.cn)

Evaluation of Rice Germplasm for Resistance to the Small Brown Planthopper and Analysis on Resistance Mechanism

DUAN Canxing¹, ZHANG Shixian², CHEN Qing¹, CHENG Zhijun¹, ZHAI Huqu³, WAN Jianmin^{1,*}

(¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081, China; ² Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China; ³ Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; * Corresponding author, E-mail: wanjm@caas.net.cn)

Abstract: One hundred and thirty eight rice accessions were evaluated for resistance to the small brown planthopper (SBPH) (*Laodelphax striatellus* Fallén) by seedbox screening test with modification. Twenty-five rice accessions with different levels of resistance to SBPH were detected, accounting for 18.1% of the total accessions, which included two highly resistant, nine resistant and 14 moderately resistant varieties. Compared with indica rice, japonica rice was more susceptible to SBPH. Antixenosis test, antibiosis test and correlation analysis were performed to elucidate the resistance mechanism. The highly resistant varieties such as Rathu Heenati (RHT), Mudgo and Kasalath and resistant variety IR36 expressed strong antixenosis and antibiosis against SBPH, indicating the close relationship between resistance level and these two resistance mechanisms in the four rice varieties. Antibiosis was the dominant resistance pattern in the resistant varieties Daorenqiao and Yangmaogu due to their high antibiosis. Dular, ASD7 and Milyang 23 had relatively strong antixenosis and antibiosis, indicating the two resistance mechanisms were significant in these three varieties. The resistant variety DV85 expressed relatively high level of antixenosis but low antibiosis, while Zhaiyeqing 8 and Guiyigu conferred only moderate antibiosis and antixenosis to SBPH, suggesting tolerance in these three varieties. Antibiosis and antixenosis governed the resistance to SBPH in the moderately resistant variety 9311. Antixenosis was the main resistance type in V20A. Tolerance was considered to be an important resistance mechanism in Minghui 63 and Yangjing 9538 due to their poor antibiosis and antixenosis resistance. The above accessions with strong antibiosis or antixenosis were the ideal materials for resistance breeding.

Key words: rice germplasm; small brown planthopper; evaluation for resistance; resistance mechanism; antixenosis; antibiosis

摘要: 通过改进的苗期集团筛选法,对 138 份水稻种质进行了抗灰飞虱鉴定与评价。筛选出对灰飞虱具有不同程度抗性的材料 25 份,占总鉴定材料的 18.1%,其中高抗种质 2 份,抗性种质 9 份,中抗材料 14 份。粳稻品种明显比籼稻感虫。对部分材料进行的排驱性、抗性试验及相关分析表明,Rathu Heenati (RHT)、Mudgo、Kasalath 和 IR36 对灰飞虱具有强的排驱性和抗性,其抗性水平与这两种抗虫机制密切相关;道人桥、羊毛谷的抗性强,但排驱性弱,其主要抗虫机制表现为抗性;Dular、ASD7 和密阳 23 对灰飞虱具有较强的排驱性和抗性,表明排驱性和抗性是这 3 个品种的重要抗性类型;DV85 具有较强的排驱性,但抗性较弱,窄叶青 8 号和鬼衣谷具有中等水平的抗性和排驱性,推测这 3 个材料具有较好的耐害特性。中抗材料 9311 的抗性水平由中等排驱性和抗性控制,V20A 的抗性主要表现为排驱性,明恢 63 和扬粳 9538 的排驱性和抗性均较弱,暗示其抗性机制主要是耐害性。上述具有强抗性或排驱性的材料是理想的抗灰飞虱资源。

关键词: 水稻种质;灰飞虱;抗性评价;抗性机制;排驱性;抗性

中图分类号: S511.034; S435.112⁺ 3

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2007)04-0425-06

稻灰飞虱 (*Laodelphax striatellus* Fallén) 是我国水稻生产上的一种重要害虫,属同翅目 (Homoptera), 飞虱科 (Delphacidae), 广泛分布于我国各地,以长江中下游及华北地区发生为害较重。近年来,灰飞虱种群发生数量呈逐年锐增态势,并最终暴发成灾。2004 年江苏省灰飞虱发生量达 150 万 ~ 18 000 万头/hm² [1]。

灰飞虱以成虫、若虫成群聚集在水稻茎、叶、穗部刺吸汁液,引起植株黄叶、早枯萎缩,甚至霉烂枯死,或导致稻穗发黑霉变,严重影响水稻灌浆结实,

造成空秕率上升,千粒重下降,稻米品质降低 [2]。此外,灰飞虱是水稻条纹叶枯病、黑条矮缩病的主要传毒介体 [3]。由于灰飞虱大发生,导致水稻条纹叶枯病在我国暴发与流行,给水稻产量和品质造成了严重的损失 [4-5]。

收稿日期: 2006-10-26; 修改稿收到日期: 2007-04-21。

基金项目: 国家 973 计划资助项目 (2004CB117204); 国家科技攻关计划资助项目 (2004BA525B02-04); 农业结构调整重大技术研究专项 (05-010B)。

第一作者简介: 段灿星 (1974-), 男, 助理研究员, 博士研究生。

目前,对稻灰飞虱的防治主要依靠化学农药,但化学防治严重杀伤天敌,加剧环境污染,增强种群抗药性^[6-8],兼之灰飞虱具有迁飞特性,致使防治效果并不十分理想。实践表明,利用抗性品种是防治稻飞虱经济、有效的措施^[9-11],因此,筛选和鉴定抗灰飞虱水稻种质,选育抗虫品种,是有效治理灰飞虱种群的重要途径。

本研究在标准苗期筛选法的基础上^[12],针对灰飞虱的特性,进行了适当的改进,初步建立了适用于灰飞虱苗期抗性鉴定的方法,利用该方法筛选了 138 份水稻材料,并通过排驱性和抗生性测验初步探讨了抗性品种的抗虫机制。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

1.1.1 水稻种质

138 份水稻材料分别由南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室、中国农业科学院作物科学研究所、中国水稻研究所、中国农业科学院植物保护研究所提供,武育粳 3 号为饲虫材料及感虫对照品种,Rathu Heenati(RHT)为抗虫对照品种。

1.1.2 灰飞虱

2005 年 10 月由中国农业科学院植物保护研究所提供试虫,经斑点免疫法(dot immunobinding assay, DIBA)和 PCR 扩增法检测为无毒灰飞虱^[13],饲养于中国农业科学院作物科学研究所温室内。

1.2 试验方法

1.2.1 改进的苗期集团筛选法(SSST)

参照标准苗期筛选法(standard seedbox screening test, SSST),针对灰飞虱食量相对较小的特性,在反复试验的基础上,进行了如下改进:在水稻幼苗 1.5~2.0 叶期接虫,接虫量增加至 15 头/苗;以武育粳 3 号为感虫对照品种,RHT 为抗虫对

照。接虫后,当感虫对照幼苗枯死率达 90% 时,参照 IRRI 制定的抗性评价标准^[14],对各个材料进行目测评级(表 1),通过加权平均计算各材料的平均抗虫级别,按如下方式进行抗性评价:0,免疫;0.1~1.9,高抗;2.0~3.9,抗虫;4.0~5.9,中抗;6.0~7.9,感虫;8.0~9.0,高感。

为确保各材料生长一致,所有供试品种均浸种催芽。每个材料分别播种于一个直径 8.0 cm、高 9.0 cm、盛满营养土的圆形塑料钵中(钵底部有一小孔,便于渗透吸水),每 28 钵置于 65 cm × 44 cm × 14 cm 的塑料箱内,随机排列,箱内保持水层 2 cm 左右,外加亲本和感虫对照各两钵。每钵播种 25 粒发芽种子,接虫前 4 d 间苗,淘汰病弱苗,每钵保留 15 棵苗用于接虫。每个材料两钵。自然光照,室温 25~27℃。

1.2.2 排驱性试验

1.2.2.1 水稻对灰飞虱若虫的排驱性

参照 Nemoto 等^[15]、孙黛珍等^[16]的方法并适当改进,催芽后的水稻种子播于 65 cm × 44 cm × 14 cm 的塑料周转箱内,每个品种 1 行,每行 25 株。随机排列,重复 2 次。待幼苗长至 1.5~2.0 叶,剔除弱小苗,每行留苗 15 株,按每株 5 头接入 2~3 龄的灰飞虱若虫,自然光照,室温(26±1)℃。24 h 后调查每个单株上的虫数,每天 1 次,调查后驱虫,使它们尽量均匀分布。5 d 后计算每个品种单株上的平均虫数,作为排驱性测验值。

1.2.2.2 水稻对灰飞虱成虫定居及产卵的排驱性

将催芽后的水稻种子播于 65 cm × 44 cm × 14 cm 的塑料周转箱内,每个品种 2 行,每行 10 株,随机排列。出苗 30 d 后,移入防虫网内,去掉分蘖,保留主茎,按 2 头/茎接入怀卵的灰飞虱雌成虫,自然光照,室温(26±1)℃。24 h 后调查每个稻株上的成虫数,48 和 72 h 后各重复 1 次;72 h 后检测每个稻株上的卵粒数^[12]。

表 1 灰飞虱对水稻苗期的致害性及其评价标准

Table 1. Evaluation criteria for resistance to SBPH at the rice seedling stage.

为害症状 Damage symptom	抗性级别 Resistance scale	抗性水平 Resistance level
未受害 No visible damage	0	免疫 I
受害极轻微 Very slight damage	1	高抗 HR
第 1、2 片叶部分发黄 Partial yellowing of the first and second leaves	3	抗虫 R
叶片明显发黄,部分苗矮化 Pronounced yellowing, with some slight stunting seedlings	5	中抗 MR
稻苗严重矮化或枯死 Seedlings showing signs of severe stunting or wilting	7	感虫 S
90% 稻苗枯死 90% seedlings dead	9	高感 HS

I, Immune; HR, Highly resistant; R, Resistant; MR, Moderately resistant; S, Susceptible; HS, Highly susceptible.

1.2.3 抗生性试验

参考 Sebastian 等^[17]的方法：单管单苗(种子萌发后第 8 天的幼苗)接入 5 头 1~2 龄的灰飞虱若虫,接虫后 6 h 开始统计死虫数,计算若虫存活率,每天统计 1 次,连续 5 d。抗生性分数(antibiosis score, AS)计算公式为: $AS = [(A_1 \times 1) + (A_2 \times 2) + \dots + (A_n \times n)] \times 100 / (1 + 2 + \dots + n)$ 。其中 n 为接虫后的天数, A_n 为该天灰飞虱若虫存活率。每个试验品种测定 10 株幼苗。AS 值在 0%~81% 的定为抗虫, $AS > 81%$ 的品种为感虫, AS 值越小,其抗生性越强,反之则弱。试验重复 3 次,试验温度(25 ± 1) °C。

2 结果与分析

2.1 苗期集团筛选法鉴定水稻品种对灰飞虱的抗性

利用改进的苗期集团筛选法,对 138 份水稻品种(系)进行了苗期抗灰飞虱鉴定,从中筛选出对灰飞虱表现高抗的品种 2 个,即 Mudgo、Kasalath,占鉴定材料的 1.4%;抗性种质 9 份,分别是 Dular、ASD7、DV85、密阳 23、鬼衣谷、IR36、窄叶青 8 号、道人桥、羊毛谷,占总鉴定材料的 6.5%;中抗材料 14 份,占 10.1%;感虫和高感种质占总材料的 82.0%(图 1)。在鉴定的 138 份材料中,对灰飞虱表现高抗和抗虫的水稻品种均为籼稻,而粳稻品种绝大部分表现感虫或高感,说明粳稻普遍较籼稻易感灰飞虱。

2.2 水稻幼苗对灰飞虱若虫的排驱性

对 3 个高抗材料(RHT、Mudgo、Kasalath)、9 个抗虫材料(Dular、ASD7、DV85、密阳 23、鬼衣谷、IR36、窄叶青 8 号、道人桥、羊毛谷)、4 个中抗材料(9311、V20A、扬粳 9538、明恢 63)、2 个高感材料

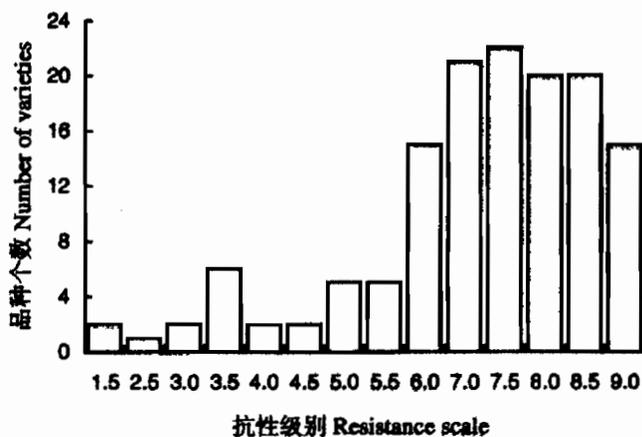


图 1 138 份水稻材料对灰飞虱的抗性级别分布
Fig. 1. Distribution of SBPH resistance scales of the 138 rice accessions.

(武育粳 3 号、06381)共 18 份水稻种质进行排驱性试验。由表 2 可以看出,着落在不同抗性水平品种单株上的平均虫数存在不同程度的差异,变化范围为 1.8~8.3;即使是抗性级别相同的材料,如道人桥、羊毛谷、IR36 等,其排驱性值也存在较大差异。

统计分析结果显示,高感品种武育粳 3 号和 06381 对灰飞虱若虫的排驱性最弱;中抗材料扬粳 9538 和抗虫品种羊毛谷、道人桥的排驱性抗性弱,鬼衣谷和窄叶青 8 号具有一定程度的排驱性,但这 4 个抗虫品种的排驱性均弱于中抗品种 V20A 和 9311。对上述 4 个抗虫品种的抗性水平与排驱性强弱相关性分析发现,两者的相关性不显著($r = 0.5052, P > 0.05$),表明排驱性抗性并非这 4 个品种的主要抗虫机制。高抗品种 RHT、Kasalath 和 Mudgo 可归为一组,该组对灰飞虱的排驱性最强,ASD7、IR36、DV85、密阳 23、Dular 对灰飞虱具有较强排驱性,这 8 个品种的抗性级别与其排驱性值的相关系数($r = 0.8351, P < 0.05$)暗示排驱性是这 8 个品种的一种重要抗虫机制。

表 2 18 个水稻品种苗期对灰飞虱若虫的排驱性反应
Table 2. Reaction of antixenosis to nymphs of SBPH in the seedlings of the 18 rice varieties.

品种 Variety	排驱性值 Antixenosis (No. of nymphs per plant)
武育粳 3 号 Wuyujing 3	8.3 ± 0.28 a
06381	7.7 ± 0.19 a
扬粳 9538 Yangjing 9538	6.4 ± 0.32 b
羊毛谷 Yangmaogu	6.1 ± 0.28 b
道人桥 Daorenqiao	5.5 ± 0.35 bc
明恢 63 Minghui 63	5.1 ± 0.42 cd
鬼衣谷 Guiyigu	4.5 ± 0.42 cde
窄叶青 8 号 Zhaiyeqing 8	4.5 ± 0.25 cde
V20A	4.3 ± 0.49 def
9311	4.3 ± 0.44 def
Dular	3.9 ± 0.38 efg
密阳 23 Milyang 23	3.5 ± 0.51 fg
DV85	3.4 ± 0.39 g
IR36	3.2 ± 0.35 gh
ASD7	3.2 ± 0.24 gh
Mudgo	2.4 ± 0.18 hi
Kasalath	2.2 ± 0.18 i
Rathu Heenati(RHT)	1.8 ± 0.22 i

数据后跟相同小写字母者表示差异未达 5% 的显著水平(Duncan 新复极差法)。下同。

Means followed by the same lowercase letters indicate no significant difference at 5% level by the Duncan's test. The same as in the tables below.

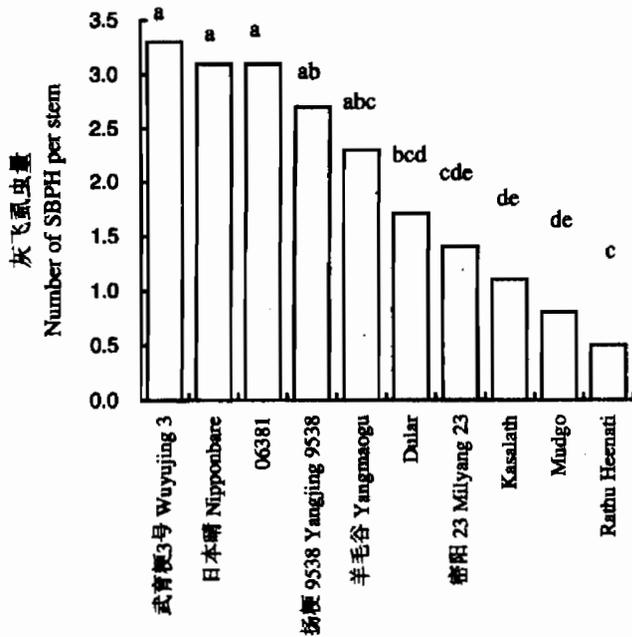


图 2 不同水稻品种对灰飞虱成虫的排驱性反应
Fig. 2. Antixenosis to adults of SBPH for plants at the vegetative stage.

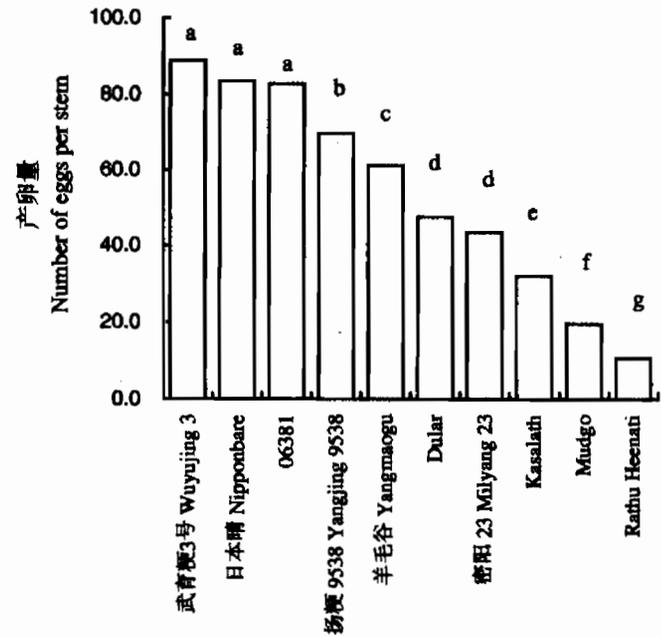


图 3 灰飞虱在不同水稻品种上的产卵量
Fig. 3. Number of eggs laid by SBPH on rice varieties.

2.3 水稻对灰飞虱成虫定居及产卵的排驱性

选择 10 个水稻品种(RHT、Mudgo、Kasalath、Dular、密阳 23、羊毛谷、扬梗 9538、日本晴、武育梗 3 号、06381)对灰飞虱成虫进行定居及产卵排驱性试验(图 2,图 3)。结果表明,不同抗性水平的品种对灰飞虱成虫的排驱性存在较大的差异,寄主抗性水平高低与灰飞虱定居及产卵量密切相关。在这 10 个品种中,品种的抗性级别与灰飞虱定居量的相关系数 $r=0.9424 (P < 0.05)$,定居量与产卵量的相关系数 $r=0.9955 (P < 0.05)$ 。灰飞虱成虫明显趋向感虫品种定居与产卵,武育梗 3 号稻株上的平均虫数为 3.3,平均卵粒数为 88.9,而 RHT 上的平均虫数是 0.5,平均卵粒数是 10.6,两个品种之间存在显著差异。

2.4 不同水稻品种对灰飞虱若虫的抗性反应

对上述 18 个水稻品种进行了抗性试验,不同抗性水平材料的 AS 值差异较大,变化范围在 64.3~91.4(表 3)。结果表明,3 个高抗品种和 9 个抗虫品种的 AS 值大于 81%,但中抗材料 V20A、明恢 63 和扬梗 9538 的 AS 值大于 81%,按该方法应归于感虫品种,这与其整体抗性评价存在一定差异。RHT 的抗性最强(AS=64.3),其次是 Mudgo、IR36、道人桥、羊毛谷和 Kasalath 等,AS 值为 67.1~69.1;06381 的抗性最弱,AS 值高达 91.4。对品种抗性水平与抗性强弱的相关性分析发现,高抗品种 RHT、Mudgo、Kasalath 的抗性水平与其抗性特性密切相关($r=0.8985, P < 0.05$);抗性品种道人桥、羊毛谷、ASD7 和窄叶青 8 号的抗性级别

与抗性分数的相关系数 $r=0.8891 (P < 0.05)$,表明抗性是上述 7 个品种的一种重要抗性机制。

结合苗期集团鉴定、排驱性和抗性试验及相关性分析结果,可以看出, RHT、Mudgo、Kasalath 和 IR36 对灰飞虱具有强烈的排驱性和抗性,表明这 4 个品种的抗性主要由排驱性和抗性控制;道人桥、羊毛谷的抗性强,但排驱性弱,因此其主要抗虫机制是抗性;Dular、ASD7 和密阳 23 对灰

表 3 18 个水稻品种苗期对灰飞虱的抗性反应
Table 3. Reaction of antibiosis to nymphs of SBPH in the seedlings of the 18 rice varieties.

品种 Variety	抗性分数 Antibiosis score(AS)/%
06381	91.4±3.12 a
武育梗 3 号 Wuyujing 3	89.9±2.85 a
扬梗 9538 Yangjing 9538	82.5±3.67 b
明恢 63 Minghui 63	81.7±4.52 b
V20A	81.2±4.86 bc
DV85	79.5±5.13 bc
9311	77.1±4.26 cd
鬼衣谷 Guiyigu	74.6±3.08 de
窄叶青 8 号 Zhaiyeqing 8	72.3±3.54 ef
密阳 23 Milyang 23	71.5±4.92 efg
ASD7	70.5±5.53 efg
Dular	70.1±4.37 efg
Kasalath	69.1±2.42 fg
羊毛谷 Yangmaogu	68.7±3.65 fgh
道人桥 Daorenqiao	68.1±3.53 fgh
IR36	67.7±2.42 fgh
Mudgo	67.1±2.28 gh
Rathu Heenati(RHT)	64.3±2.39 h

飞虱具有较强的排驱性和抗性,说明这3个品种的抗性水平主要由排驱性和抗性强弱决定;DV85具有较强的排驱性,但抗性较弱,暗示该品种具有较好的耐害性。窄叶青8号和鬼衣谷具有中等抗性和排驱性,根据其整体的抗性表现,推测它们具有较好的耐害特性。中抗材料9311的抗性水平由中等排驱性和抗性控制,V20A的抗性主要表现为排驱性,明恢63和扬粳9538的排驱性和抗性均较弱,因此,推测其抗性机制主要是耐害性。上述具有较强抗性和排驱性的材料是理想的抗灰飞虱资源。武育粳3号和06381对灰飞虱的排驱性和抗性最弱,因此,它们是理想的饲虫材料和感虫对照品种。

3 讨论

标准苗期集团筛选技术是进行水稻抗褐飞虱、白背飞虱和黑尾叶蝉鉴定的经典方法。根据灰飞虱的特性,我们对该方法进行了适当改进,使之适用于水稻对灰飞虱的抗性评价。针对单头灰飞虱食量较小,褐飞虱和白背飞虱小的特点,在数次对比试验的基础上,将接虫量增加至每亩15头左右,以便感虫对照种在10~12 d枯死,接虫适期在1.5~2.0叶期。试验表明,TN1对灰飞虱具有一定程度的耐害性,而武育粳3号和06381对灰飞虱不具有抗性,因而将感虫对照由TN1改为武育粳3号或06381,这样,鉴定结果比较理想。水稻抗灰飞虱方法的建立,为今后进行抗灰飞虱种质资源大规模筛选提供了便利。对灰飞虱抗性鉴定的结果表明,粳稻品种普遍易感灰飞虱,而籼稻因其稻米口感、品质较粳稻好,在我国北方稻区以及江浙等地,水稻种植以籼稻为主,这也是近年来灰飞虱暴发的一个重要原因。灰飞虱曾于20世纪五六十年代在我国及日本、朝鲜等地暴发成灾,给水稻生产造成严重损失。据苏州专区农业科学研究所1955年测定,严重被害株的千粒重比健株低8.92 g,株高降低33.0 cm,穗长和每穗粒数分别降低5.49 cm和28.5粒,而半实粒和不实粒则分别增加36.3%和3.20%,减产达41.5%;1958年河北、天津灰飞虱大发生,占稻田总面积的64.4%,减产程度一般为20%~30%,重者达50%以上,天津市武清县因被害而造成大面积颗粒无收^[18]。当时,朝鲜也曾开展过水稻抗灰飞虱品种选育的研究^[19-20],但此后灰飞虱为害渐轻,因此,随后数十年有关灰飞虱研究的报道很少。然而,由于抗性种质缺乏以及气候条件等诸多因素都处于对灰飞

虱种群发展有利的状态,灰飞虱种群随时都有暴发的可能,而近年来水稻品种及种植方式的变更,加快了灰飞虱种群暴发的进程,造成了灰飞虱种群数量不断上升成灾的局面^[21-23]。

同时,灰飞虱大发生也导致了水稻条纹叶枯病的大暴发,给我国水稻生产造成了严重威胁。治虫能够防病,消灭了介体昆虫或降低介体昆虫种群数量,病害也就得到有效控制。利用作物抗性是控制稻飞虱的有效方法。作物抗虫性包括抗性、排驱性和耐害性三种类型,具有排驱性和抗性抗性的水稻品种,对灰飞虱的取食、定居具有排斥性,或使灰飞虱取食后不能正常发育,因而能显著降低灰飞虱对稻株的为害,减少灰飞虱传毒机会,从而经济有效地控制水稻条纹叶枯病的发生。因此,明确抗虫种质的抗性类型,对于培育兼抗灰飞虱和条纹叶枯病的水稻品种具有指导意义。

林含新等^[24]在对水稻品种进行灰飞虱和条纹叶枯病病毒的抗性鉴定中发现,许多水稻品种的抗灰飞虱特性与抗条纹叶枯病特性密切相关,说明一些水稻品种的抗灰飞虱基因与抗条纹病毒基因可能是连锁的。本次试验中鉴定的一些抗灰飞虱水稻品种,如Kasalath、DV85、IR36、窄叶青8号、道人桥等,均高抗水稻条纹叶枯病^[16],这进一步说明水稻抗灰飞虱与抗条纹病毒特性紧密相关。

灰飞虱对水稻生产造成直接和间接的危害日趋严重,但迄今尚缺乏水稻对灰飞虱抗性的系统研究,一旦灰飞虱大发生,将给我国水稻生产带来灾难性后果。鉴于这种状况,开展抗稻灰飞虱种质资源的筛选鉴定、抗性遗传研究以及抗性品种选育等工作具有十分重要的意义。

谢辞:本研究得到吉林农业大学农学院赵爽、南京农业大学农学院张迎信的帮助与支持,在此深表谢意。

参考文献:

- [1] 邵德良,李瑛,梅爱中,等.2004年稻田灰飞虱重发原因分析与控制对策.中国植保导刊,2005,25(3):33-35.
- [2] 顾伯良,薛萍霞,施文贤,等.水稻灰飞虱转移穗部为害及其对产量损失的观察.中国植保导刊,2005,25(5):7-8.
- [3] Gray S M. Plant virus proteins involved in natural vector transmission. *Trends Microbiol*, 1996, 4: 259-264.
- [4] 魏太云,王辉,林含新,等.我国水稻条纹病毒种群遗传结构初步分析.植物病理学报,2003,33(3):284-285.
- [5] 顾开联,王兆唐,杨根,等.灰飞虱与水稻条纹叶枯病大暴

- 发的因果关系及控制途径. 安徽农业科学, 2005, 33(1): 44.
- [6] Sone S, Hattori Y, Tsuboi S, et al. Difference in susceptibility to imidacloprid of the populations of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* Fallén. *J Pestic Sci*, 1995, 20(4): 541-543.
- [7] Endo S, Tsurumachi M. Insecticide resistance and insensitive acetylcholinesterase in small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *J Pestic Sci*, 2000, 25(4): 395-397.
- [8] Endo S, Takahashi A, Tsurumachi M. Insecticide susceptibility of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* Fallén (Homoptera: Delphacidae), collected from East Asia. *Appl Entomol Zool*, 2002, 37(1): 79-84.
- [9] Jeon Y H, Ahn S N, Choi H C, et al. Identification of a RAPD marker linked to a brown planthopper resistance gene in rice. *Euphytica*, 1999, 107: 23-28.
- [10] 王建军, 俞晓平, 吕仲贤, 等. 籼型杂交水稻抗褐飞虱育种研究. 中国水稻科学, 1999, 13(4): 242-244.
- [11] Wu A, Pang Y, Tang K. Homozygous transgenic rice lines expressing GNA with enhanced resistance to the rice sap sucking pest *Laodelphax striatellus*. *Plant Breeding*, 2002, 121(1): 93-95.
- [12] Heinrichs E A, Medrano F G, Rapusas H R. Genetic Evaluation for Insect Resistance in Rice. Manila, Philippines: IRRI, 1985.
- [13] 秦文胜, 高东明, 陈声祥. 灰稻虱体内稻条纹叶枯病毒快速检测技术研究. 浙江农业学报, 1994, 6(4): 226-229.
- [14] IRRI. Standard Evaluation Systems for Rice. Manila, Philippines: IRRI, 1988.
- [15] Nemoto H, Ishikawa K, Shimura E. The resistances to rice stripe virus and small brown planthopper in rice variety IR50. *Breeding Sci*, 1994, 44: 13-18.
- [16] 孙黛珍, 江玲, 张迎信, 等. 8 个水稻品种对条纹叶枯病抗性特性的研究. 中国水稻科学, 2006, 20(2): 219-222.
- [17] Sebastian L S, Ikeda R, Huang N, et al. Molecular mapping of resistance to rice tungro spherical virus and green leafhopper. *Phytopathology*, 1996, 86(1): 25-30.
- [18] 朱绍先, 邬楚中, 杜景佑. 稻飞虱及其防治. 上海: 上海科学技术出版社, 1984: 116-139.
- [19] Choi S Y, Lee J O, Lee H R, et al. Resistance of new varieties Milyang No. 21 and No. 23 to plant and leafhoppers. *Plant Prot*, 1976, 15: 147-151.
- [20] Kim Y H, Lee J O, Park J S. Resistance of recommended rice varieties to planthopper and leafhopper in Korea. Seoul: Research Department Office of Rural Development, 1983, 25(S. P. M. V): 79-84.
- [21] Mori K, Nakasugi F. Inheritance of body coloration in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae). *Appl Entomol Zool*, 1991, 26(4): 551-555.
- [22] 崔建平, 仲泉, 李文卓, 等. 灰飞虱 *Wolbachia* 群体生物学的遗传特性. 复旦学报: 自然科学版, 1998, 37(4): 542-546.
- [23] 廖珊, 康琳, 陈小爱, 等. *Wolbachia* 在灰飞虱体内的分布. 复旦学报: 自然科学版, 2001, 40(5): 539-543.
- [24] 林含新, 林奇田, 魏太云, 等. 水稻品种对水稻条纹病毒及其介体灰飞虱的抗性鉴定. 福建农业大学学报, 2000, 29(4): 453-458.